

УДК 591.473.2

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МУСКУЛАТУРЫ
ЦЕРКАРИЙ *HIMASTHLA ELONGATA*
(TREMATODA: ECHINOSTOMATIDAE)**

© Д. Ю. Крупенко

Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра зоологии беспозвоночных
Университетская наб., 7—9, С.-Петербург, 199034
E-mail: midnightcrabb@gmail.com
Поступила 05.09.2011

Соматическая мускулатура (мышцы стенки тела, «паренхимы»), мускулатура присосок и внутренних органов церкарий *Himasthla elongata* исследованы методом конфокальной микроскопии. Пространственная организация мышц кожно-мускульного мешка различается в разных отделах тела церкарии и достигает особой сложности в районе воротничка. В составе кожно-мускульного мешка описаны U-образные мышцы, ранее у трематод не обнаруженные. Мышцы в составе ротовой и брюшной присосок формируют 6—7 независимых слоев; в составе некоторых из них мышечные волокна располагаются билатерально-симметрично. Это противоречит тенденции рассматривать присоски трематод как радиально-симметричные органы.

Ключевые слова: трематоды, сем. Echinostomatidae, *Himasthla elongata*, мышечная система, кожно-мускульный мешок, присоски, конфокальная микроскопия.

Различные виды рода *Himasthla* (сем. Echinostomatidae) являются одними из наиболее распространенных трематод в прибрежных экосистемах Белого моря. Для представителей рода *Himasthla* характерен треххозяйный жизненный цикл. Первым промежуточным хозяином *Himasthla elongata* (Mehlis, 1831) являются литоральные гастроподы *Littorina littorea*, в которых развивается несколько генераций редий. Церкарии, выходящие из литторин, внедряются в мидий (*Mytilus edulis*), где локализуются в основном в ноге и мантийной складке. Окончательным хозяином являются различные морские птицы, главным образом — серебристая чайка (*Larus argentatus*); они заражаются, поедая мидий с метацеркариями (Werding, 1969).

Himasthla elongata является одним из модельных видов, на которых исследуется как роль паразитов в морских экосистемах, так и особенности биологии отдельных стадий жизненного цикла. Однако, как и у большинства трематод, многие особенности морфологии *Himasthla elongata*, кото-

рые невозможно изучить на стандартно окрашенных тотальных препаратах (в частности, строение ее мышечной системы), остаются малоизученными. Описание мускулатуры, приводимое для церкарий данного вида О. О. Толстенковым (Tolstenkov et al., 2010), является крайне поверхностным. Настоящая статья посвящена подробному описанию мышечной системы церкарий *Himasthla elongata*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Церкарий *Himasthla elongata* получали из моллюсков *Littorina littorea*. Улитки были собраны в 2009 и 2011 гг. на литорали губы Сухая Салма (Керетский архипелаг, Кандалакшский залив, Белое море). Для того чтобы получить сформированных церкарий, мы стимулировали их эмиссию: моллюсков помещали в индивидуальные емкости с морской водой и ставили под лампу на 15—30 мин. Часть вышедших церкарий предварительно анестезировали хлоридом магния. Все церкарии были зафиксированы 4%-ным раствором параформальдегида в фосфатном буфере (PBS 1 %). В этом же растворе материал хранился при температуре 4 °C. Перед окраской церкарий промывали PBS с 0.1 % детергента Triton X-100 (Sigma). Окрашивание проводили раствором TRITC-фаллоидина (Sigma) в PBS (2 мкг/мл) в течение 30 мин; после этого объект дважды отмывали в PBS (по 15 мин) и заключали в раствор глицерина на PBS (9/1). Препараты изучали на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе Leica TCS SPE и Leica TCS SP5. Описание составлено по 15 экз. церкарий *Himasthla elongata*. Измерения сделаны с помощью программы LAS AF version: 1.7.0 build 1240 (© 2005—2007 Leica microsystems CMS GmbH). Размеры приведены с точностью до 0.5 мкм. Размер масштабных линеек на всех рисунках — 10 мкм.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мышечные элементы кожно-мускульного мешка церкарий *Himasthla elongata* представлены тремя основными группами волокон: кольцевыми, продольными и диагональными (рис. 1—3; рис. 4—7; см. вкл.). Вдоль тела церкарии мышечные волокна расположены неравномерно, так что можно выделить четыре существенно различающихся участка: район воротничка, локомоторный (преацетабулярный) отдел, генеративный (постацетабулярный) отдел и хвост.

Кольцевые волокна занимают наружное положение; они обычно не объединяются в пучки и распределены более или менее равномерно и в туловище, и в хвосте церкарии. Расстояние между соседними волокнами составляет около 0.5 мкм. В районе воротничка в слое кольцевых мышц выделяются две дополнительные симметричные группы волокон, которые идут от краев воротничка к заднему краю ротовой присоски (рис. 1, А; 4, С).

Слой продольных волокон расположен под кольцевыми. В локомоторном отделе продольные волокна не образуют крупных пучков и лежат до-

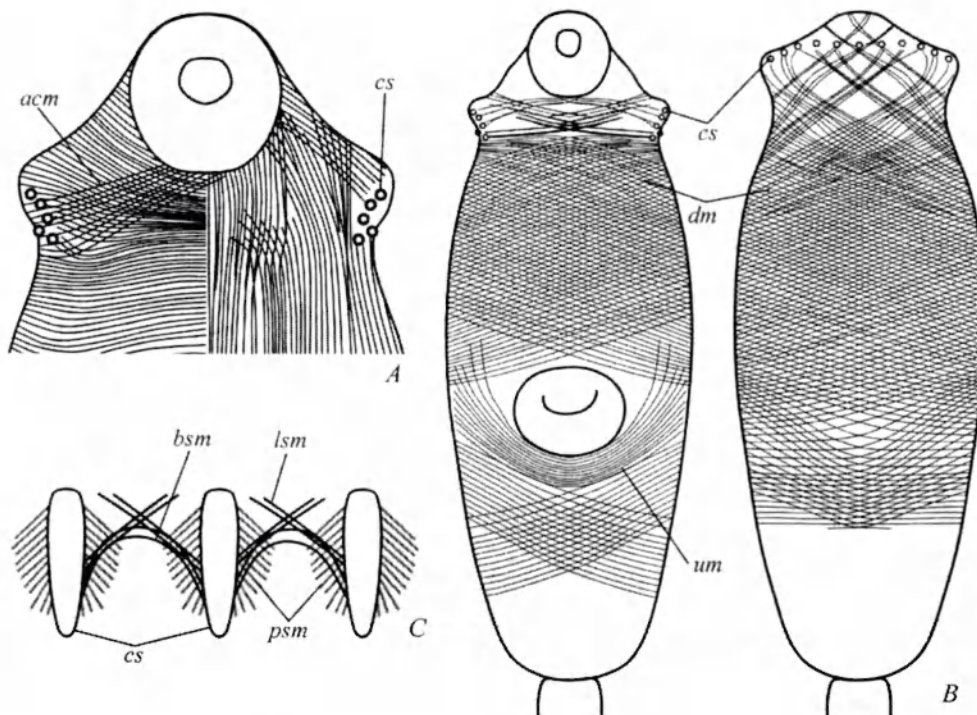


Рис. 1. Кожно-мускульный мешок и мышцы, связанные с шипиками церкарий *Himasthla elongate*.

A — схема расположения мышечных волокон кожно-мускульного мешка в районе воротничка, на вентральной стороне (кольцевые волокна изображены только на левой половине тела, продольные — на правой); B — схема расположения диагональных мышечных волокон на вентральной и дорсальной поверхностях тела; C — схема расположения мышц, связанных с шипиками воротничка. *act* — дополнительные волокна в слое кольцевых мышц; *bsm* — дугообразные мышцы шипиков; *cs* — шипики воротничка; *dm* — диагональные мышцы; *lsm* — боковые мышцы шипиков; *psm* — мышцы-протракторы шипиков; *um* — U-образные мышцы.

Fig. 1. Body-wall and collar spines' muscle of *Himasthla elongate* cercariae.

статочно часто; расстояния между соседними волокнами составляют 0.5—1 мкм. В медианной части тела толщина продольных волокон составляет около 0.5 мкм; по бокам тела (ближе к вентральной поверхности) их толщина в среднем — 1 мкм, а иногда достигает 2 мкм (рис. 4, B). В районе воротничка правильный характер расположения продольных волокон нарушается: выделяются отдельные группы волокон; часть из них идет к краю ротовой присоски, часть — к воротничку, часть заканчивается, не доходя до ротовой присоски, часть соединяет присоску и воротничок (так что эти группы мышц иногда пересекаются) (рис. 1, A; 4, C). В генеративном отделе тела продольные волокна образуют лентовидные пучки по 3—5 штук; расстояния между пучками достигают 4 мкм; толщина волокон — около 1 мкм (рис. 4, A). Отдельные волокна могут переходить из одного пучка в другой. На границе между туловищем церкарии и хвостом продольные мышцы образуют мощные ленты и на брюшной, и на спинной поверхностях (рис. 7, B). Расположение продольных волокон в хвосте не отличается от описанного ранее у *Himasthla secunda* (Chapman, 1973) и *Echinostoma caproni* (Sebelova et al., 2004): имеются дорсальный и вент-

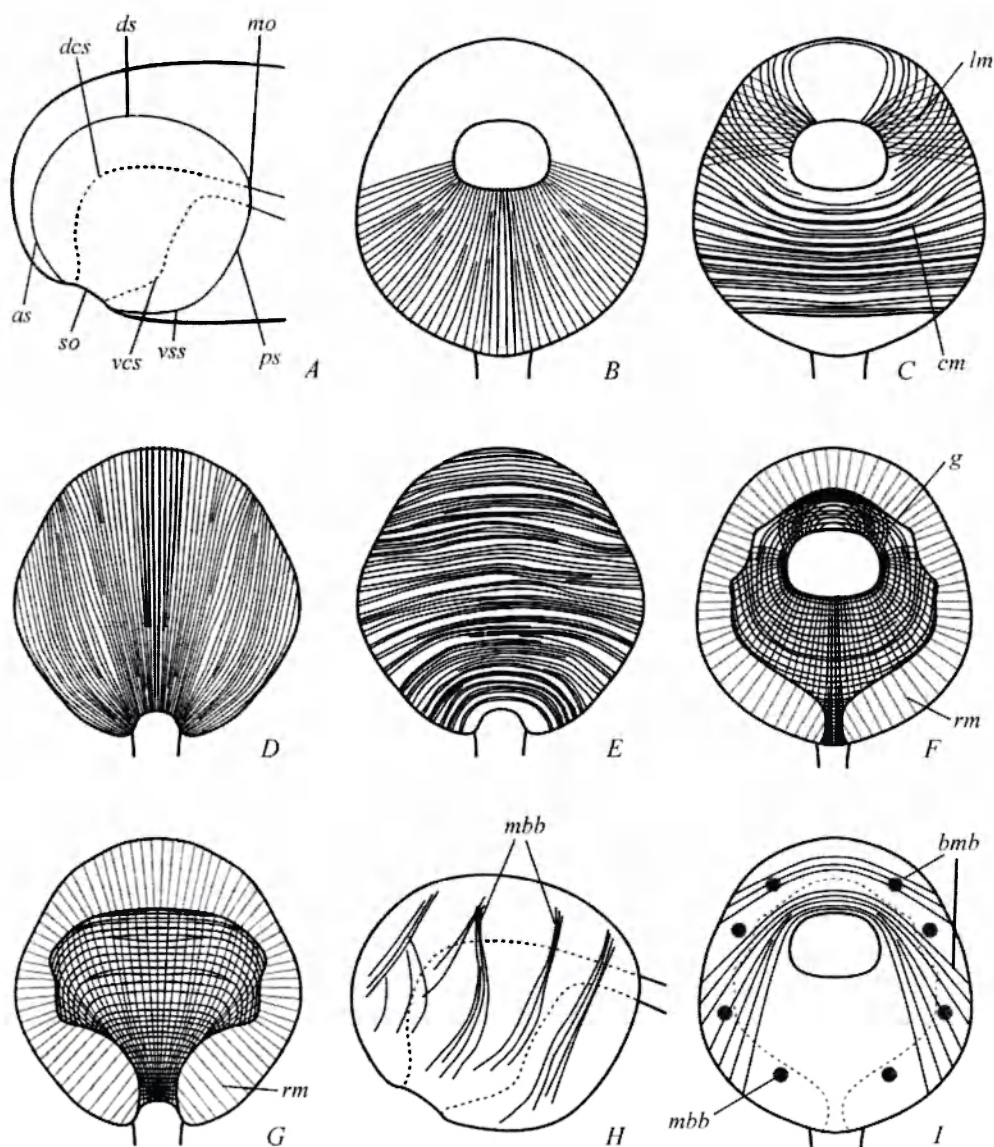


Рис. 2. Ротовая присоска церкарий *Himasthla elongate*.

A — схема строения ротовой присоски (сагиттальный разрез); B — схема расположения вентро-меридиональных мышечных волокон; C — схема расположения наружных кольцевых и продольных волокон ротовой присоски на вентральной поверхности; D — схема расположения продольных мышц присоски на дорсальной поверхности; E — схема расположения наружных кольцевых мышц присоски на дорсальной поверхности; F — схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности полости присоски; G — схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности полости присоски; H — схема расположения мышечных пучков в толще присоски, вид сбоку; I — схема расположения мышечных пучков в толще присоски, вид с вентральной стороны. as — передняя поверхность присоски; bmb — дугообразная мышечная лента; cms — кольцевые мышцы присоски; dcs — дорсальная поверхность полости присоски; ds — дорсальная поверхность присоски; g — желобок; lms — продольные мышцы присоски; mbb — крупные мышечные пучки в толще присоски; mo — ротовое отверстие; ps — задняя поверхность присоски; rm — радиальные мышцы; so — отверстие присоски; vcs — вентральная поверхность полости присоски; vss — вентральная поверхность присоски.

Fig. 2. Oral sucker of *Himasthla elongate* cercariae.

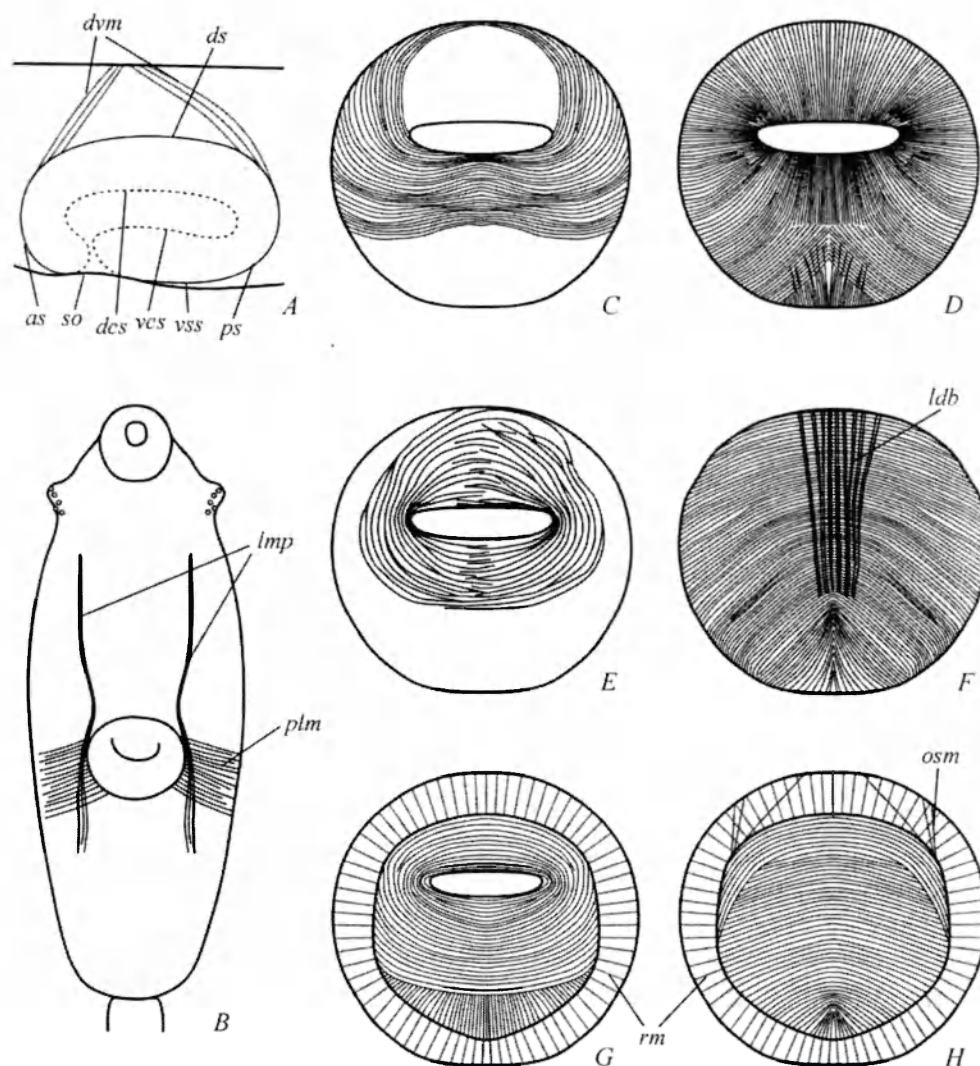


Рис. 3. Брюшная присоска и связанная с ней паренхимная мускулатура церкарий *Himasthla elongate*.

A — схема строения брюшной присоски и связанные с ней дорсо-вентральные мышцы (сагиттальный разрез); B — схема расположения продольных и постерио-латеральных паренхимных мышц; C — схема расположения мышечных волокон поперечной вентральной ленты; D — схема расположения наружных меридиональных волокон брюшной присоски на вентральной поверхности; E — схема расположения наружных кольцевых мышц; F — схема расположения волокон продольной дорсальной ленты и наружных меридиональных волокон брюшной присоски на дорсальной поверхности; G — схема расположения мышечных волокон на вентральной поверхности полости присоски; H — схема расположения мышечных волокон на дорсальной поверхности полости присоски. *dvm* — дорсо-вентральные мышцы; *ldb* — продольная дорсальная лента; *lmp* — продольные паренхимные мышцы; *osm* — косые мышцы присоски; *plm* — постерио-латеральные мышцы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Fig. 3. Ventral sucker of *Himasthla elongate* cercariae and parenchymal muscles connected with it.

ральный пучки, посередине которых проходят медианные борозды (рис. 4, *A*; 7, *B*); на продольных мышечных волокнах хвоста явно заметна поперечная исчерченность (рис. 7, *A*, *B*). В концевой части хвоста продольные пучки распадаются на отдельные волокна.

Диагональные волокна располагаются под продольными. В локомоторном отделе тела они лежат часто и регулярно, не образуют пучков; расстояние между соседними волокнами составляет до 1.5 мкм; угол пересечения — около 140° (рис. 1, *B*). В районе воротничка диагональные несколько толще, расстояния между соседними волокнами увеличиваются до 4—10 мкм. На дорсальной стороне диагональные волокна подходят к отдельным шипикам воротничка; угол их пересечения — 90 — 120° . На вентральной стороне часть волокон заканчивается над воротничком, а другая часть соединяет задний край ротовой присоски с отдельными шипиками; угол пересечения — около 160° . В задней половине генеративного отдела тела церкарии диагональные мышцы отсутствуют. Расстояние между диагональными волокнами передней половины больше, чем в локомоторном отделе, и составляют 2—3 мкм, а на спине в районе брюшной присоски достигают 4—5 мкм. В хвосте диагональные волокна отсутствуют.

На брюшной стороне тела, непосредственно под слоем продольных мышц имеется группа U-образных мышечных волокон. Они широкой лентой по дуге огибают сзади брюшную присоску (рис. 1, *B*; 4, *D*). По своей толщине и частоте расположения они похожи на диагональные мышечные волокна и, возможно, являются их дериватами.

Дорсо-вентральные мышцы одинаково хорошо развиты и в генеративном, и в локомоторном отделах тела; плотность их составляет 2—3 волокна на 100 мкм^2 . Перед воротничком помимо обычных дорсо-вентральных мышц имеется несколько групп паренхимных волокон, которые явно являются производными первых. Одни из них соединяют вентро-медианную поверхность тела за ротовой присоской с боковыми краями воротничка; другие идут от латеро-медианных поверхностей на вентральной стороне тела к спине и вперед; третьи отходят от боковых краев присоски вентрально к дорсолатеральным краям воротничка. Дорсо-вентральные мышцы, идущие от переднего и заднего краев брюшной присоски, более толстые и собраны в небольшие пучки. Они идут навстречу друг другу под углом к дорсо-вентральной оси. К спинной поверхности они подходят практически по одной линии; у группы мышц, идущих от заднего края присоски, угол наклона больше (рис. 3, *A*).

Помимо дорсо-вентральных в «паренхиме» имеется 2 группы мышц, связанных с брюшной присоской. Волокна первой симметрично отходят от края брюшной присоски по бокам и идут к латеральным поверхностям тела с небольшим наклоном назад (рис. 3, *B*; 7, *C*). Эти волокна обозначены как постерио-латеральные. Кроме того, имеется 2 крупных пучка продольных паренхимных мышц (рис. 3, *B*; 7, *D*). Они начинаются в передней трети генеративного отдела тела, где расположены в слое продольных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной поверхности церкарии. Оттуда эти мышцы идут вперед, огибают брюшную присоску и в преацетабулярном отделе уходят из кожно-мускульного мешка глубже в «паренхиму». Эти пучки постепенно становятся тоньше; заканчиваются они приблизительно на уровне воротничка. По-видимому, в преацетабулярном

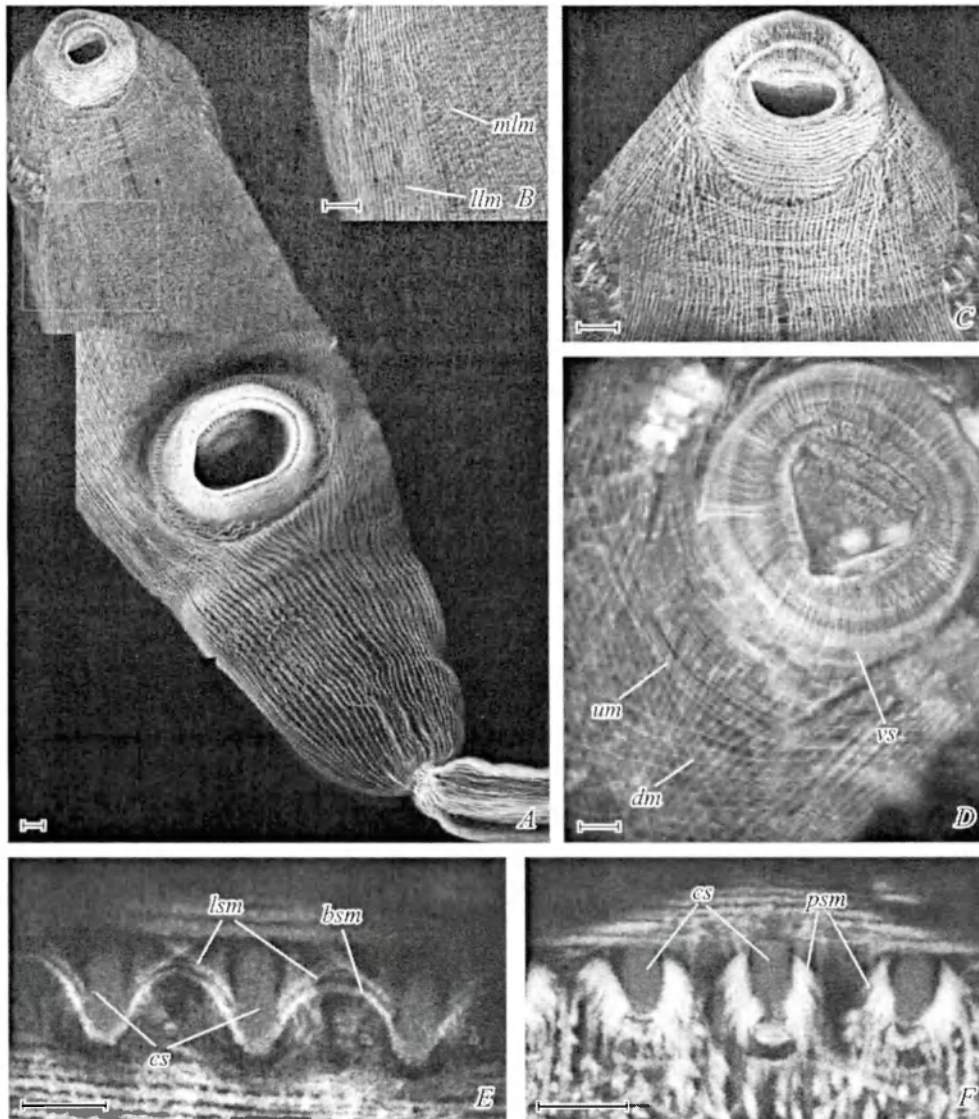


Рис. 4. Кожно-мускульный мешок и мышцы, связанные с шипиками церкарий *Himasthla elongata* (изображения с конфокального сканирующего лазерного микроскопа (КСЛМ)).

A — общий вид церкарии с вентральной стороны (рамкой отмечена область рис. 1, *B*) (здесь и далее длина масштабной линейки — 10 мкм); *B* — участок кожно-мускульного мешка церкарии (вентральная поверхность, локомоторный отдел тела); *C* — кожно-мускульный мешок в районе воротничка, вентральная поверхность; *D* — участок кожно-мускульного мешка за брюшной присоской, U-образные мышцы; *E* — дугообразные и боковые мышцы шипиков; *F* — протракторы шипиков. *llm* — продольные мышцы латеральной поверхности; *mlm* — продольные мышцы медианной поверхности; *vs* — брюшная присоска. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 4. Body-wall and collar spines' muscle of *Himasthla elongata* cercariae (pictures from the confocal scanning laser microscope (CSLM)).

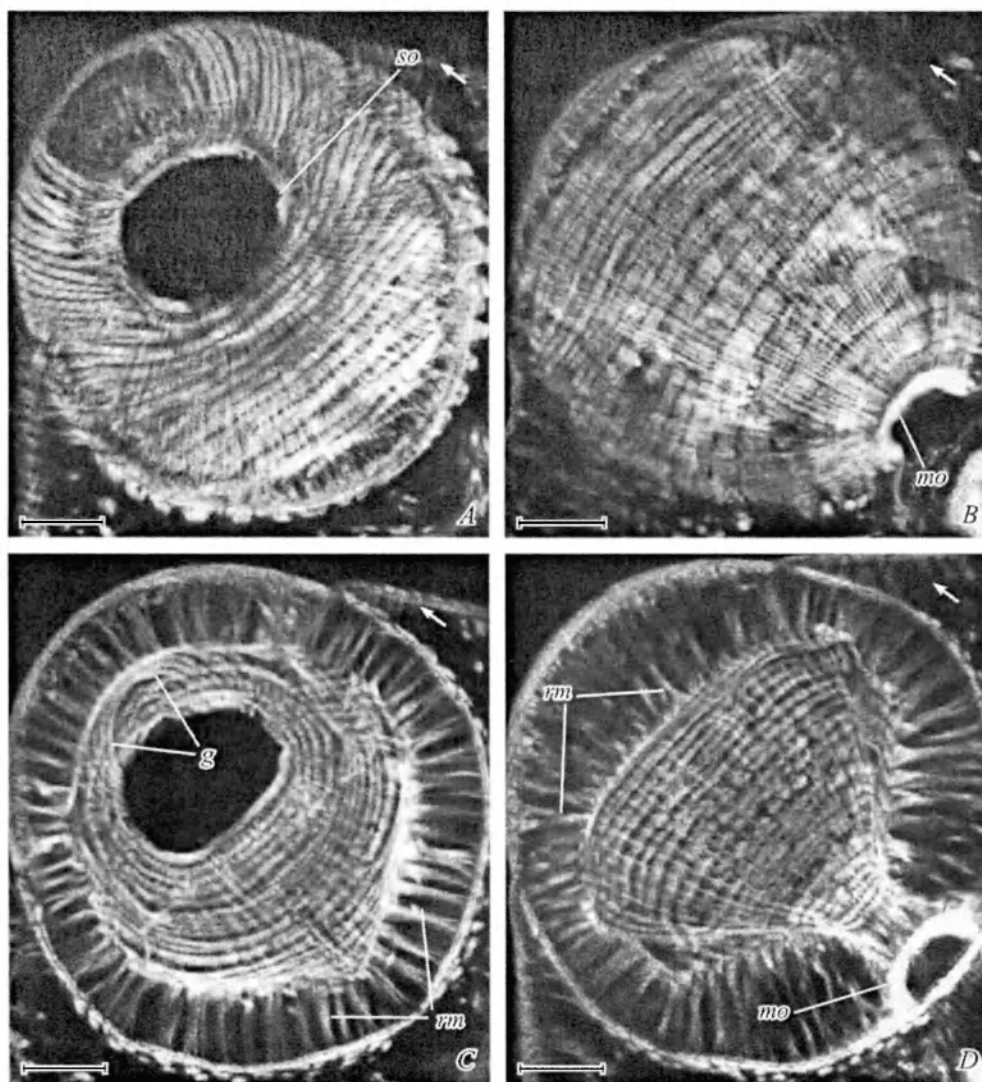


Рис. 5. Ротовая присоска церкарий *Himasthla elongata* (изображения с КСЛМ).

A — наружная поверхность присоски, вид с вентральной стороны (здесь и далее стрелка указывает направление переднезадней оси тела); *B* — наружная поверхность присоски, вид с дорсальной стороны; *C* — вентральная поверхность полости присоски, внутренние кольцевые и меридиональные мышцы; *D* — дорсальная поверхность полости присоски, внутренние кольцевые и меридиональные мышцы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Fig. 5. Oral sucker of *Himasthla elongata* cercariae (pictures from CSLM).

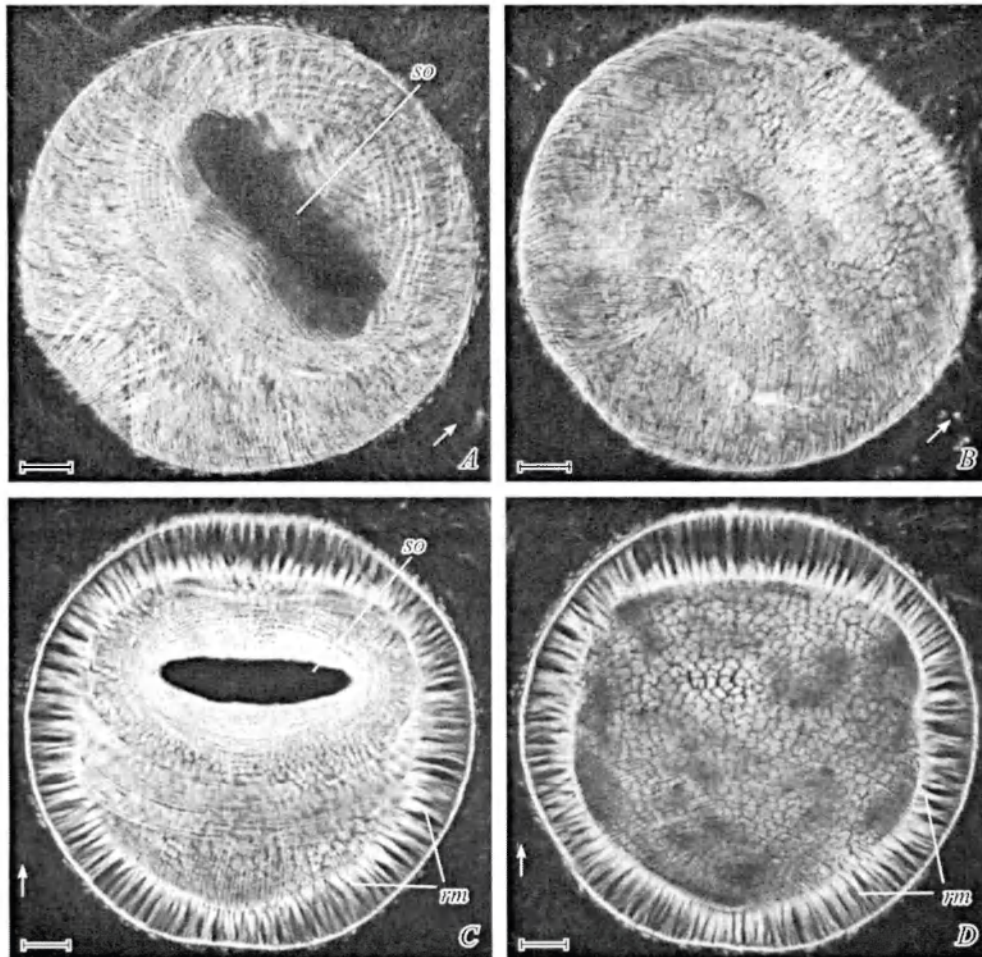


Рис. 6. Брюшная присоска церкарий *Himasthla elongata* (изображения с КСЛМ).
 A — наружная поверхность присоски, вид с вентральной стороны; B — наружная поверхность присоски, вид с дорсальной стороны; C — вентральная поверхность полости присоски; D — дорсальная поверхность полости присоски. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Fig. 6. Ventral sucker of *Himasthla elongata* cercariae (pictures from CSLM).

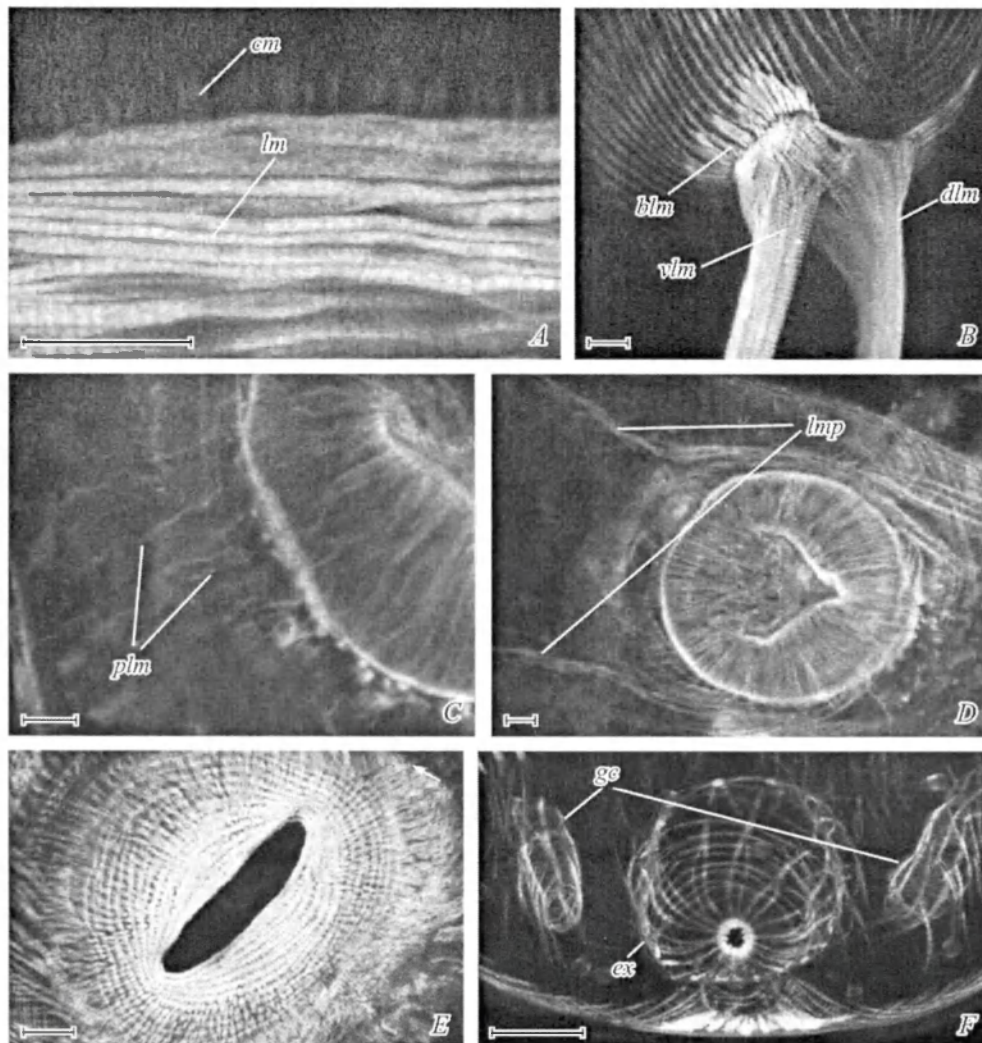


Рис. 7. Хвост, брюшная присоска, связанные с ней паренхимные мышцы и мышцы в стенках внутренних органов церкарий *Himasthla elongata* (изображения с КСЛМ).

A — продольный оптический срез через участок в центральной части хвоста церкарии; *B* — основание хвоста церкарии, вентро-латеральный вид; *C* — участок фронтального оптического среза слева от брюшной присоски, постерио-латеральные мышцы; *D* — серия оптических срезов в районе брюшной присоски, продольные паренхимные мышцы; *E* — наружные кольцевые мышцы брюшной присоски; *F* — серия косых оптических срезов через заднюю часть туловища, мускулатура в стенках мочевого пузыря и ветвей кишки. *blm* — утолщенные продольные мышцы кожно-мускульного мешка вблизи основания хвоста; *cm* — кольцевые мышцы; *dlm* — дорсальная продольная мышечная лента хвоста; *ex* — мочевого пузырь; *gc* — ветви кишки; *lm* — продольные мышцы; *vlm* — вентральная продольная мышечная лента хвоста. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Fig. 7. Tail, ventral sucker, parenchymal muscle fibres connected with it and musculature of the gut and the excretory bladder in *Himasthla elongata* cercariae (pictures from CSLM).

отделе тела эти пучки лежат вдоль главных собирательных каналов прото-нефридиальной системы.

Шипики воротничка имеют собственную мускулатуру, обеспечивающую их подвижность. Основание каждого шипика соединено мощными короткими пучками мышечных волокон с базальной пластинкой тегумента по бокам от шипика (рис. 1, *C*; 4, *F*). При сокращении этих волокон основание шипика сближается с базальной пластинкой тегумента, и шипик выдвигается. Тонкие дугообразные мышечные волокна соединяют кончики шипиков между собой (рис. 1, *C*; 4, *E*); по-видимому, при их сокращении шипики втягиваются. Также от дистальной части каждого шипика к бокам отходят небольшие группы волокон, которые управляют поворотами шипиков (рис. 1, *C*; 4, *E*).

Ротовая и брюшная присоски представляют собой сложно организованные мускулистые органы прикрепления. В наружной стенке ротовой присоски имеется 3 независимых мышечных слоя. Волокна самого наружного слоя можно обозначить как вентро-меридиональные. Эти волокна имеются только на брюшной поверхности присоски; они расходятся меридионально от отверстия присоски к латеральным и задней ее поверхностям (впереди от отверстия присоски эти волокна отсутствуют) (рис. 2, *B*; 5, *A*). На задней и боковых поверхностях присоски эти волокна оканчиваются. Вентро-меридиональные волокна довольно тонкие (0.5 мкм), они расположены часто и регулярно; расстояния между соседними волокнами не превышают 0.5 мкм.

Волокна подлежащего слоя можно обозначить как кольцевые. Однако здесь важно отметить, что они являются кольцевыми не относительно изогнутой оси самой присоски, а относительно передне-задней оси тела. Поскольку отверстие присоски смещено на вентральную сторону, эти «кольцевые» мышцы сзади его огибают, а по бокам — оканчиваются у его краев (рис. 2, *C*; 5, *A*). Перед отверстием присоски расположена округлая область, где отсутствуют все мышечные волокна. Поскольку на задней поверхности присоски вентро-меридиональные волокна отсутствуют, там кольцевые мышцы располагаются непосредственно под *tunica prorgia* (рис. 2, *E*; 5, *B*). Волокна этого слоя собраны в крупные пучки. На вентральной поверхности пучки округлые в сечении; толщина их составляет 1—2 мкм. На дорсальной стороне пучки лентовидные, ширина их может достигать 4 мкм.

Третий слой мышц наружной стенки ротовой присоски хорошо развит на ее дорсальной поверхности под слоем кольцевых мышц; при переходе на вентральную поверхность от него остаются только небольшие ленты мышечных волокон, подходящих к латеральным краям отверстия присоски (рис. 2, *C*, *D*; 5, *B*). Поскольку на дорсальной поверхности волокна этого слоя располагаются вдоль передне-задней оси тела, их можно обозначить, как продольные мышцы ротовой присоски. Толщина волокон и расстояния между ними не превышают 0.5 мкм.

Под тегументом на внутренней поверхности присоски располагаются 2 группы мышечных волокон, которые можно назвать кольцевыми и меридиональными (рис. 2, *F*, *G*; 5, *C*, *D*). Приповерхностное положение занимает слой кольцевых волокон, которые обычно образуют пучки толщиной в среднем 1 мкм. Вокруг отверстия присоски и вокруг ротового отверстия

кольцевые мышечные волокна образуют хорошо выраженные сфинктеры. Меридиональные волокна лежат под кольцевыми; толщина их — около 0.5 мкм; расстояния между ними — около 1 мкм. Меридиональные волокна отсутствуют в самой передней части полости присоски. На брюшной поверхности полости присоски, над ее отверстием, расположена группа дугообразно расположенных волокон (рис. 2, *A*; 5, *C*). Они, по-видимому, окаймляют небольшой желобок. Толщина мышечных волокон желобка — 0.5—1 мкм; расстояния — 0.5 мкм.

Толщу присоски занимает хорошо развитый слой радиальной мускулатуры, а также некоторые дополнительные мышечные волокна. Имеется 4 пары крупных пучков, пересекающих ротовую присоску от дорсальной поверхности к вентральной (рис. 2, *H*, *I*), и отдельные более тонкие косые мышцы. Кроме того, вблизи вентральной поверхности располагается параболическая мышечная лента, обходящая отверстие присоски по его переднему краю (рис. 2, *I*).

Под наружной оболочкой брюшной присоски располагаются 4 независимых группы мышечных волокон. Самый поверхностный слой за отверстием присоски идет в виде широкой поперечной ленты; по бокам от отверстия волокна этого слоя поворачивают вперед, и часть из них соединяется далеко перед отверстием присоски (уже на передней ее поверхности) (рис. 3, *C*). Мы обозначим этот слой как поперечную вентральную ленту (ПВЛ). Толщина мышечных волокон ПВЛ составляет около 0.5 мкм; расстояния между соседними волокнами — также около 0.5 мкм.

На дорсальной поверхности брюшной присоски наружное положение занимает продольная мышечная лента (рис. 3, *F*). Она располагается в двух передних третях поверхности присоски. Толщина волокон ленты — около 1 мкм, расстояния между волокнами — 1—2 мкм.

Глубже расположен сплошной слой мышечных волокон, которые можно, при некотором приближении, назвать меридиональными. Волокна этого слоя характеризуются сложным и регулярным билатерально-симметричным расположением (рис. 3, *D*, *F*; 6, *A*, *B*). Сами волокна очень тонкие (меньше 0.5 мкм) и расположены очень часто (расстояния также менее 0.5 мкм).

Глубже всего расположен слой кольцевых мышечных волокон, окружающих отверстие брюшной присоски. Строго говоря, эти волокна нельзя назвать кольцевыми; на самом деле это две дугообразные ленты, которые окружают отверстие брюшной присоски по бокам, но не соединяются между собой спереди и сзади от него (рис. 3, *E*; 7, *E*). Волокна этого слоя толстые (в среднем — 1 мкм) и расположены достаточно редко (расстояния — 1—1.5 мкм). Эти же волокна формируют сфинктер устья присоски.

На внутренней поверхности брюшной присоски, под тегументом, имеется один слой мышечных волокон. Вокруг входа в полость присоски они располагаются как кольцевые; однако на своде присоски их расположение меняется и становится билатерально-симметричным (рис. 3, *G*, *H*; 6, *C*, *D*). Волокна этого слоя такие же тонкие и часто расположенные, как и в меридиональном слое на наружной поверхности присоски.

В толще присоски расположены радиальные мышечные волокна. Также там имеется небольшое количество тонких косых волокон, пересекающих толщу брюшной присоски под разными углами (рис. 3, *H*).

Мышечные волокна имеются на всех участках пищеварительной системы церкарии. В префаринксе хорошо различимы только продольные мышцы; расстояния между ними составляют около 1 мкм. Глотка массивного типа. В составе стенки пищевода имеются и кольцевые (расстояния — около 1 мкм), и продольные волокна (расстояния — 1—3 мкм). В ветвях кишки мышечные волокна расположены реже: расстояния между соседними продольными мышцами составляют 2—4 мкм, между кольцевыми — около 2 мкм (рис. 7, F). Снаружи располагаются кольцевые волокна, под ними — продольные.

Мочевой пузырек сферический; в состав его стенки входят продольные и кольцевые мышечные волокна (рис. 7, F). Снаружи располагаются кольцевые волокна, под ними — продольные. Продольные волокна расположены нерегулярно, расстояния сильно варьируют — от 1 до 6 мкм. Кольцевые волокна лежат чаще, расстояния между ними составляют 0.5—2 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как и у большинства исследованных ранее церкарий, метцеркарий и марит трематод, в состав кожно-мускульного мешка церкарий *Himasthla elongata* входят кольцевые, продольные и диагональные мышечные волокна (Гинецинская, 1968; Halton, Maule, 2004, и др.). На разных участках тела церкарии эти мышцы располагаются по-разному. Наибольшая специализация мускулатуры, ее разнообразие наблюдается в области воротничка: отдельные группы мышц соединяют воротничок, а также отдельные шипики с прилегающими участками стенки тела и ротовой присоской; дорсо-вентральные мышцы здесь также специализируются. Это, очевидно, обеспечивает разнообразие движений воротничка, что, возможно, играет важную роль при проникновении церкарии во второго промежуточного хозяина.

Не так резко, но достаточно явно отличается развитие мышечных элементов кожно-мускульного мешка в локомоторном и генеративном отделах. Мускулатура локомоторного отдела тела выражена лучше, поскольку на него ложится основная нагрузка при ползании церкарии по субстрату. В целом различия в развитии мускулатуры локомоторного и генеративного отделов тела были ранее описаны в литературе для марит родов *Diacetabulum*, *Levinseniella*, *Numeniotrema* и др. (сем. Microphallidae) (Белопольская, 1963), *Leucochloridium macrostomum* (Ястребов, 1998a) и *Clinostomum complanatum* (Ястребов, 1997). Наличие этих различий предполагалось и ранее для марит и объяснялось разной скоростью роста отдельных структур в генеративном и локомоторном отделах в процессе маритогонии (Oshmarin, 1958 — цит. по: Ошмарин, Егорова, 1978; Гинецинская, 1968); однако, как мы видим, у *H. elongata* они проявляются намного раньше — на стадии церкарии.

Локомоторный отдел тела церкарии *H. elongata* формирует некое подобие вентральной впадины, описанной ранее для представителей семейств Notocotylidae, Echinostomatidae, Strigeididae и др. (Ошмарин, 1960; Гинецинская, 1968). Вентральная впадина функционирует как дополнительная присасывательная поверхность; при этом отрицательное давление в ее полости обеспечивается сокращением дорсо-вентральных мышц (Ястребов,

1997). У церкарий *H. elongata* дорсо-вентральные мышцы локомоторного отдела выражены достаточно хорошо. Часто и регулярно расположенные, но не очень толстые продольные мышцы вентральной поверхности тела церкарии, по-видимому, укрепляют дно вентральной впадины; а более толстые продольные волокна латеральных поверхностей тела церкарии, возможно, используются для сжатия субстрата, к которому прикрепляется церкария.

В составе кожно-мускульного мешка была обнаружена группа волокон, ранее у трематод не описанных — U-образные мышцы. Интересно, что подобные волокна ранее были найдены у некоторых бескишечных турбеллярий: они обходят по заднему краю вентрально расположенное ротовое отверстие (Hooge, 2001). По-видимому, функция U-образной мускулатуры связана с работой локомоторного отдела тела церкарии: они помогают подтягивать брюшную присоску вперед при «шагательном» движении.

При рассмотрении мускулатуры присосок церкарий *H. elongata*, оказалось, что их строение значительно сложнее, чем обобщенная схема, изложенная во многих работах. Обычно присоски описываются как радиально-симметричный мускулистый орган, стенка которого состоит из внутренних и наружных слоев кольцевых и меридиональных мышечных волокон, а также радиальных мышц, расположенных в толще присоски (Скрябин, 1947, и др.; Гинецинская, 1968). Только в работе И. В. Ястребовой (Ястребова и др., 2004) подробно описанные присоски марит *Lecithochirium* sp. (сем. Hemiuridae) демонстрируют билатерально-симметричное расположение мышечных волокон в приповерхностных слоях. У церкарий *H. elongata* обе присоски билатерально-симметричны. Ни один из мышечных слоев поверхности присосок нельзя сопоставить с классическими кольцевыми и меридиональными волокнами. Количество поверхностных мышечных слоев и характер расположения волокон в их составе различаются у брюшной и ротовой присоски. По-видимому, эти признаки окажутся эволюционно пластичными. В толще присосок, помимо радиальных, имеются косые мышечные волокна, ранее описанные у разных видов трематод (Ястребов, 1998а, б), а также параболическая мышечная лента, упоминаний о которой в литературе мы не встречали. Судя по нашим морфологическим данным, механика работы присосок церкарий *H. elongata* представляется довольно сложной.

Мускулатура хвоста церкарий *H. elongata*, по нашим данным, не отличается от описанной для *Himasthla secunda* (Chapman, 1973) и *Echinostoma caproni* (Šebelova et al., 2004). Также как и у ряда других церкарий (*Schistosoma mansoni* (Nuttman, 1974; Dorsey et al., 2002; Mair et al., 2003), *Heterobilharzia americana* (Lumsden, Foor, 1968), *Cryptocotyle lingua* (Rees, 1975), *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformes* (Малкова, 1989)), продольные мышцы демонстрируют поперечную исчерченность и, по-видимому, являются псевдо поперечно-полосатыми, что необходимо для активной локомоции при помощи хвоста. В концевой части хвоста 4 продольных пучка распадаются на отдельные волокна, и поперечной исчерченности не наблюдается, как и у церкарий *Echinostoma caproni* (Šebelova et al., 2004).

У церкарий *H. elongata* было отмечено особенное развитие продольных волокон кожно-мускульного мешка вблизи хвоста. Вероятно, это необходимо для управления хвостом и для его надежного прикрепления. Функци-

онально сходное крепление хвоста к кожно-мускульному мешку было описано для церкарий *Cryptocotyle lingua* (Rees, 1975).

Мышечные элементы в стенках внутренних органов, как и у других описанных трематод, представлены кольцевыми и продольными волокнами, порядок их расположения варьирует у разных видов трематод.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке НИР 1.37.80.2011 из средств СПбГУ.

Автор благодарит своего научного руководителя А. И. Грановича; А. А. Добровольского за ценные замечания по тексту статьи, а также В. А. Крапивина и К. В. Шунькину за помощь в сборе материала.

Список литературы

- Белопольская М. М. 1963. Семейство Microphallidae Travassos, 1920. В кн.: Трематоды животных и человека. Т. 21 / Под ред. К. И. Скрябина. М.: Изд-во АН СССР. 325—334.
- Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука. 411 с.
- Малкова И. И. 1989. Ультраструктура хвоста у церкарий микрофаллид (Trematoda, Microphallidae). Паразитология. 23 (2): 159—165.
- Ошмарин П. Г. 1960. К понятию «фиксация гельминтов». В кн.: Биологические ресурсы Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР. 182—190.
- Ошмарин П. Г., Егорова М. Н. 1978. Эколого-морфологические типы трематод. Экология гельминтов (Вып. 2). Ярославль. 52—71.
- Скрябин К. И. 1947. Анатомическая характеристика дигенетических трематод. В кн.: Трематоды животных и человека. Т. 1 / Под ред. К. И. Скрябина. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 12—27.
- Ястребов М. В. 1997. Мускулатура тела некоторых трематод и фиксация фаз в эволюции присасывательной функции. Зоол. журн. 76 (6): 645—656.
- Ястребов М. В. 1998а. Локомоторные аппараты некоторых Trematoda (Plathelminthes) с недифференцированным телом. Зоол. журн. 77(6): 627—638.
- Ястребов М. В. 1998б. Строение двигательных аппаратов трематод с пассивной фиксацией на примере *Haplometra cylindranea* (Plagiorchiidae) и *Brandesia turgida* (Pleurogenidae) // Зоол. журн. 77 (2): 166—176.
- Ястребова И. В., Ястребов М. В., Фрезе В. И. 2004. Мышечная система *Lecithochrium* sp. (Trematoda, Lecithochiridae). В кн.: Успехи общей паразитологии (Тр. Ин-та паразитологии) / Под ред. С. А. Безра. Т. 44. М.: Наука. 433—449.
- Chapman H. D. 1973. The functional organization and fine structure of the tail musculature of the cercariae of *Cryptocotyle lingua* and *Himasthla secunda*. Parasitology. 66 (3): 487—497.
- Dorsey C. H., Cousin C. E., Lewis F. A., Stirewalt M. A. 2002. Ultrastructure of the *Schistosoma mansoni* cercaria. Micron. 33: 279—323.
- Halton D. W., Maule A. G. 2004. Flatworm nerve-muscle: structural and functional analysis. Can. Journ. Zool. 82: 316—333.
- Hooge M. 2001. Evolution of Body-Wall Musculature in the Platyhelminthes (Acoelomorpha, Catenulida, Rhabditophora). Journ. Morphol. 249: 171—194.
- Lumsden R. D., Foor W. E. 1968. Electron microscopy of schistosome cercarial muscle. Journ. Parasitol. 54 (4): 780—794.
- Mair G. R., Maule A. G., Fried B., Day T. A., Halton D. W. 2003. Organization of the Musculature of Schistosome Cercariae. Journ. Parasitol. 89 (3): 623—625.

- Nuttman C. J. 1974. The fine structure and organization of the tail musculature of the cercaria of *Schistosoma mansoni*. Parasitology. 68 (2): 1147—1154.
- Oshmarin P. G. 1958. On the differentiation of the body of trematodes into motor and genital parts and on the phylogenetical age of this property. Acta Veterenaria. 8: 257—263.
- Rees F. G. 1975. The arrangement and the ultrastructure of the musculature, nerves and epidermis in the tail of the cercaria of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) from *Littorina littorea* (L.). Proc. Roy. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 190 (1099): 165—186.
- Šebelová S., Stewart M. T., Mousley A., Fried B., Marks N. J., Halton D. W. 2004. The musculature and associated innervation of adult and intramolluscan stages of *Echinostoma caproni* (Trematoda) visualised by confocal microscopy. Parasitol. Res. 93(3): 196—206.
- Tolstentkov O. O., Prokofiev V. V., Terenina N. B., Gustafsson M. K. S. 2010. The neuro-muscular system in cercaria with different patterns of locomotion. Parasitol. Res. 108 (5): 1219—1227.
- Werdning B. 1969. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. Marine biology. 3: 306—333.

SPATIAL ORGANIZATION OF MUSCULATURE IN THE HIMASTHLA ELONGATA CERCARIA (TREMATODA: ECHINOSTOMATIDAE)

D. Yu. Krupenko

Key words: Trematoda, Echinostomatidae, *Himasthla elongata*, musculature, body wall, suckers, confocal microscopy.

SUMMARY

Somatic muscles (body-wall and «parenchymal» musculature), muscles of suckers, alimentary tract and excretory bladder of *Himasthla elongata* cercaria were investigated using fluorescent phalloidin labelling and confocal microscopy. The arrangement of body-wall muscles differs between the certain parts of cercarial body and appears to be the most complicated in the collar district. Among the body-wall musculature, we described U-shaped muscles, which have never been found previously in trematodes. Muscles of oral and ventral suckers are grouped into 6—7 independent layers. In some of those layers, they are arranged bilaterally, which contradicts the tradition to consider the sucker as radially symmetric.